

Põllumajandus- ja keskkonnainstituut

**Karl Henry Mauer**

**TAIMELEHE SISEMISE STRUKTUURI PIIRANGUD  
TAIMEDE KOHANEMISVÕIMELE JA EDULE HAWAII  
LIIKIDE NÄITEL**

**PLANT LEAF INTERNAL STRUCTURE RESTRICTIONS TO  
PLANT'S ADAPTION AND SUCCESS BASED ON HAWAIIAN  
SPECIES**

Bakalaureusetöö

Vee- ja maismaa ökosüsteemide rakendusbioloogia

Juhendajad: Tiina Tosens, *PhD*  
Linda-Liisa Veromann-Jürgenson, *MSc*

Tartu 2018

Eesti Maaülikool		Bakalaureusetöö lühikokkuvõte	
Kreutzwaldi 1, Tartu 51014			
Autor: Karl Henry Mauer		Õppekava: Vee- ja Maismaa Ökosüsteemide Rakendusbioloogia	
Pealkiri: Taimелеhe sisemise struktuuri piirangud taimede kohanemisvõimele ja edule Hawaii liikide näitel			
Lehekülgi: 26	Jooniseid: 7	Tabeleid: 4	Lisasid: 0
Osakond: Põllumajanduse ja keskkonnakaitse osakond Uurimisvaldkond: Ökoloogia  Juhendajad: Tiina Tosens, <i>PhD</i>  Linda-Liisa Veromann-Jürgenson, <i>MSc</i>  Kaitsmiskoht ja aasta: Tartu 2018			
Kliimamuutused on põhjus, miks taimedel tekib stress. Selleks, et stressi vältida, toimuvad taime rakkudes muutused. Antud töö võtab vaatluse alla Hawaii taimestiku anatoomilis-füsioloogilised seosed. Töö eesmärgiks oli välja selgitada, mis tunnused piiravad taime kohanemisvõimet. Uurimusest selgus, et paljud tunnused on omavahel positiivses seoses, kuid on ka neid, mis taime elutalitlust ei mõjuta. Kindlasti tuleks antud teemat edasi uurida, näiteks tegema uuringuid rakkudes paiknevate kloroplasti suuruste osas, et saada teada, miks pole omavahel seotud kloroplastide arv ja rakkude ristlõike pindala.			
Märksõnad: kliimamuutused, stress, anatoomia-füsioloogia, tunnused			

Estonian University of Life Sciences  Kreutzwaldi 1, Tartu 51014		Abstract of Bachelors’s Thesis	
Author: Karl Henry Mauer		Specialty: Applied biology of aquatic and terrestrial ecosystems	
Title: Plant leaf internal structure restrictions to plant’s adaption and success based on Hawaiian species			
Pages: 26	Figures: 7	Tables: 4	Appendixes: 0
Department: The Institute of Agricultural and Environmental Sciences  Field of research: Ecology  Supervisors: Tiina Tosens, <i>PhD</i> Linda-Liisa Veromann-Jürgenson, <i>MSc</i>  Place and date: Tartu 2018			
Climate change is the reason why plants experience stress. To avoid stress, there are ongoing changes in plant cells. The study covers the anatomic and physiologic connection of Hawaiian flora. The aim of this study is to determine what features limit adaptability. The study showed that a lot of features had positive connections between one another, but there was also a few that did not affect the plants vital activity. This topic should certainly continued to be studied, for example by doing research on the size of chloroplasts located in the cells to find out why the number of chloroplasts and the area of the cell cross-section are not connected to one another.			
Keywords: climate change, stress, anatomy-physiology, features			

## SISUKORD

LÜHENDITE JA TÄHISTE LOETELU .....	5
SISSEJUHATUS.....	6
Tänuavaldused .....	7
1. Taime anatoomia-füsioloogia.....	8
1.1    Fotosüntees .....	8
1.2    Stress ja kohanemisvõime.....	8
1.3    Hawaii piirkond .....	9
1.3.1    Invasiivsus.....	9
2. Materjal ja metoodika.....	11
3. TULEMUSED .....	13
3.1    Arutelu .....	20
KOKKUVÕTE.....	22
SUMMARY .....	23
KASUTATUD ALLIKAD .....	24

## LÜHENDITE JA TÄHISTE LOETELU

Acell_Pal	Sammaskoe rakkude pindala
Acell_sp	Kobekoe rakkude pindala
Fias	rakuvaheruumide hulk (Fraction of intercellular airspaces)
kasvukõrgus_max	maksimaalne kasvukõrgus
Nr_chl_pal	kloroplastide arv sammaskoes/palissaadkoes
Nr_chl_sp	kloroplastide arv kobekoes
Nrpal	palissaadi kihtide arv
PCA	peakomponentanalüüs (Principal Component Analysis)
Sc	kloroplastide pindala, mis on eksponeeritud rakuvaheruumidele (chloroplast area exposed to intercellular air spaces)
Sm	mesofülili pindala, mis on eksponeeritud rakuvaheruumidele (mesophyll area exposed to intercellular air spaces)
Tcut_average	keskmise kutiikula paksus
Tleaf	lehe paksus
Tmes	mesofülili paksus

## SISSEJUHATUS

Planeet Maal tekkis elu rohkem kui 3 miljardit aastat tagasi, teadaolevalt kuni 4,2 miljardit aastat tagasi (Dodd *et al.* 2017). Elu üheks nurgakiviks on taimed. Võib öelda, et sel planeedil pole ilma taimedeta ka elu. Kuid sellegipoolest üritab suur osa inimkonnast tahtmatult või tahtlikult tüürida sinna suunas, kus elu enam poleks. Maa on koduks märkimisväärselt mitmekesisele taimeliikidele, kuid tegelikult on suhteliselt väike osa taimeliikide tunnuste kombinatsioonidest osutunud evolutsiooniliselt elujõuliseks tänapäeva maapealses biosfääris (Diaz *et al.* 2016). On teada, kuidas taimede füsioloogia käitub optimumtingimustel, kuid selles osas, mis puutub kohanemist stressile, on veel väga palju õppida. Kliimamuutused on teema, millest räägitakse iga päev. Ja ei möödu ka päevagi, kui loodus, eelkõige ka taimed, oleksid puutumata muutustest ja sellest tulenevast stressist. Võib öelda, et kus on taimeliik, seal on ka stress, eriti nüüd, kui stabiilset elukeskkonda on pea võimatu leida. Kliimamuutustest pole pääsenud ka väikesaarestikud, sealhulgas Hawaii osariik Ameerika Ühendriikides. Lisaks kliimamuutustele pärsvivad kohaliku elustiku mitmekesisust ka näiteks invasiivsed liigid, mis on järjest kasvav probleem (Watson *et al.* 1997). Seega on lisaks keskkonnastressile Hawaii taimedel ka konkurentsist tulenev stress. Hawaiiid ja selle taimestik on maailmas ainulaadsed ja seda näitab ka see, kui populaarne on teadusliku perspektiivi silmas pidades Hawaii elustik.

Antud töö võtab vaatluse alla Hawaii taimestiku, kuidas kliimamuutused on mõjutanud piirkonda ja kuidas mõjutavad ka tulevikus; mis mõju on invasiivsetel liikidel; fotosüntees ja sellega seonduv; stress, sellega kohanemine ning stressivastused.

Antud töö eesmärgiks on anda ülevaade Hawaii taimestiku anatoomiast-füsioloogiast ja millised tunnused piiravad või mõjutavad taime kohanemisvõimet. Töö koosneb kahest osast - kirjanduslikust ülevaatest ja taimse materjali analüüsist.

## Tänuavaldused

Soovin tänada oma juhendajaid, dotsent Tiina Tosensit (*PhD*) ja doktorant-nooremteadur Linda-Liisa Veromann-Jürgensoni (*MSc*), kes andsid selle suurepärase idee hakata uurima antud teemat ja aitasid mind ning olid igati avatud küsimustele ning lisaks tulid vastu igal vajalikul sammul.

# 1. TAIME ANATOOMIA-FÜSIOLOOGIA

## 1.1 Fotosüntees

Fotosüntees on üks tähtsamaid keemilisi reaktsioone Maal. Selleks on vaja valgust, kloroplaste ja anorgaanilisi aineid. Taimeraku põhikudet nimetatakse mesofülliks, mis jaguneb palisaadkoeks ja sammaskoeks. Seega on mesofüll ala, kus on kloroplastid ja seal toimub fotosüntees. Rakkude vahelist vaba ala nimetatakse rakuvaheruumiks, kus difundeeruvad gaasid õhulõhede ja rakkude vahel. Taimede lehed, mis asuvad rohkem päikese käes, on üldjuhul kompaktsema mesofülliga ning seal on vähem rakuvaheruumi pindala, kuid varjulistel aladel olevatel lehtedel on rohkem rakuvaheruumi ja palisaadrakud on muutunud rohkem sammaskoe sarnasteks (Mishra 2004). Rakuvaheruumidesse jõuab rakkudest läbi taime liikunud vesi, mida on taimel vaja, auruna ning taim ei saa endale suurt veekadu lubada. Seda, kui palju vett kaduma läheb, reguleerivad õhulõhed. Õhulõhede kaudu käib gaasivahetus ehk siseneb süsihappegaas ( $\text{CO}_2$ ) ja väljub fotosünteesi kõrvalproduktina hapnik ( $\text{O}_2$ ) ning toimub ka veekadu ehk transpiratsioon. Selleks, et transpiratsioon ei oleks suur, on taimed kohastunud vastavalt, kuid paljudel juhtudel on kohastumused negatiivsed, mis tulenevad anatoomilistest piirangutest (Mishra 2004). On leitud, et taime madal fotosüntees oli tingitud madalast mesofüllis süsihappegaasi juhtivusest, mis oli seotud paksude rakuseintega ja vähenenud kloroplastide hulgaga rakuvaheruumidele eksponeeritud rakkudes (Tosens *et al.* 2016).

Kui taimel tekib stress, mis võib olla tingitud välimistest stressoritest ehk taime keskkond kaldub optimumist kõrvale, siis kannatab selle tagajärjel fotosüntees ehk produktiivsus langeb. Näiteks on lühiajaline vastus see, kui sulgeb taim oma õhulõhed.

## 1.2 Stress ja kohanemisvõime

Taim kasvab kõige paremini oma optimumtingimustel. See on optimumkõveral olev ala, kus taimel pole stressi ja ta on kõige produktiivsem. Kuid iga keskkonnamõjutaja võib olla taimele stressitekitajaks ning liigiti on võivad optimumtingimused varieeruda. Stressiga hakkama saamiseks peab taim kohastuma ümbruskonnaga, et suuta võimalikult produktiivne olla ja fotosünteesida võimalikult suure efektiivsusega. Stressis taimel tekivad muutused, mis peaksid aitama toime tulla stressoritega. Näiteks Hawaiil seoses sademete vähenemisega paljudes



piirkondades, peavad taimed tulema toime stressiga, mis tuleneb veepuudusest rakkudes. Selle vastusena on näiteks liikidel tekkinud mehhanism, mis paneb taime varem õitsema. Selle põhjuseks on sademete puudus tavalisel õitsemisperioodi ajal ja seega peab taim kuidagi kohastuma muutustega keskkonnas (Basu et al. 2016).

Ühes uuringus leiti, et ülemaailmsetest kliimamuutustest tulenevad probleemid nagu suurenenud süsinikdioksiid ja äkilise soojussurve mõjud on dramaatiliselt ka kahjulikud taimeliikide tootlikkusele. Et säilitada kasv ja fotosünteesiline efektiivsus, nõuab väga palju energiat ja selle tagajärjel tekib stress, mis viib uute stressivastusteni, kuid mis võib omakorda alandada produktiivsust. (Qu et al. 2018)

### **1.3 Hawaii piirkond**

Hawaii flora on tõeline „kullaauk“ teadlaste jaoks selle saare suurepärase isoleerituse, kõrge endeemilise taseme ja eelkõige kõrge ohustatuse taseme poolest, mis pakub ainulaadseid võimalusi ohustatud liikide uurimiseks (Sakai et al. 2002). 10% floorast on juba välja surnud ja 52,5 % floorast on ohu all välja surra. Suurem oht on endeemsetel taimedel, eelkõige nendel, millel on piirangud levida ka mujale ehk elupaigalised leviku piirangud (Sakai et al. 2002). Paljud kliimamuutused, mis on toimunud saarestikul, sealhulgas näiteks temperatuurivahemiku vähenemine öise ja päevase vahel, mis on tähtis paljudele taimeliikidele, osutavad olulist mõju looduse mitmekesisusele (Eversole & Andrews 2014). Soojenemine mõjutab eriti väikse ala peal asuvaid taimeliike, nagu näiteks kõrgematel kõrgustel olevad natiivsed liigid, millele ennustatakse kiiret väljasuremist (Eversole & Andrews 2014). Ka suurenev CO<sub>2</sub> kontsentratsioon mõjutab fotosünteesi. Kui mõnedel liikidel see tekitab teatud eelise, siis paljudel liikidel tekib seoses kuumuse ja veepuudusega suur stress, mis pärsib nende produktiivsust (Eversole & Andrews 2014).

#### **1.3.1 Invasiivsus**

Invasiivsed liigid ohustavad bioloogilist mitmekesisust, põhjustades haigusi, tegutsedes konkurentidena, elupaikade hõivamise ja muutmisega ning pärismaisete liikide hübriidiseerimisega (Mihai 2016). Seega mõjutavad invasiivsed liigid kohalikke väga oluliselt, tõrjudes neid välja või ristudes nendega, muutes bioloogilist mitmekesisust. Eriti suurt mõju

avaldab see endemirikastele aladele, nagu ka Hawaii, kus on oma geoloogilise ajaloo tõttu mitmekesisuse kuum punkt. On teada, et Hawaiiil on üle tuhande endemse liigi ja pea 400 liiki on veel invasiivsed, seega pool endemsetest taimedest. See aga kujutab olulist ohtu pärismaisele taimestikule, seeläbi loomastikule ja nende jätkusuutlikkusele, kuna 87 % endemsetest taimedest on väljasuremisohus (Mihai 2016).

## 2. MATERJAL JA METOODIKA

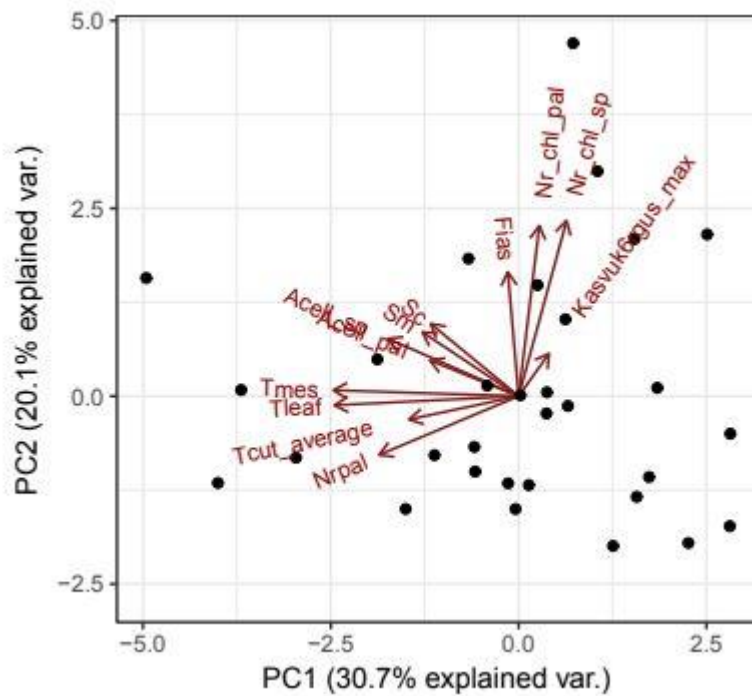
Käesoleva töö taimne materjal koguti Hawaiilt, 2007. aastal, peale mida hoiustati neid Eesti Maaülikooli territooriumil. Hiljem toimus mikroskoopiaproovide töötlemine ja seejärel juba mikroskoopiafotode analüüsimine. Taimeliikide põhjal tehti Exceli tabel ja leiti liike kirjeldavad tunnused. Seejärel jagati tunnused kaheks, esimesele osale otsiti info erinevatest kirjanduslikest allikatest ja teine osa tunnustest täideti mikroskoopiafotode mõõtmisega. Pärast seda sai alustada mikroskoopiafotode analüüsimisega. Kokku analüüsiti 30 liiki (Tabel 1). Fotode analüüsimiseks kasutati vabatarkvara ImageJ, millega sai teha vajalikud mõõtmised. Pärast mõõtmisi sai sooritada statistilise analüüsi programmiga RStudio PCA, mille eesmärgiks oli leida algsete tunnuste lineaarkombinatsioonid, mis hiljem kirjeldaksid ära piisavalt hästi algseis tunnustes sisalduva info. Sama programmiga on tehtud ka tulemusi illustreerivad joonised. Programmi analüüsimisel kasutati koodi princomp ja ggplot. Seejärel sai teada, mis tunnused on omavahel seotud ning pärast seda teha ka vastavad järeldused.

**Tabel 1.** Uuritud liigid ja nende päritolu.

Liik	Endeemsus	Invasiivsus
1. <i>Alyxia oliviformis</i>	endeemne	natiivne
2. <i>Ardisia crenata</i>	mitte	invasiivne
3. <i>Bischofia javanica</i>	mitte	introdutseeritud
4. <i>Bobea elatior</i>	endeemne	natiivne
5. <i>Broussaisia arguta</i>	endeemne	natiivne
6. <i>Caesalpinia kawaiensis</i>	endeemne	natiivne
7. <i>Cheirodendron platyphyllum</i>	endeemne	natiivne
8. <i>Cheirodendron trigynum</i>	endeemne	natiivne
9. <i>Cinnamomum burmannii</i>	mitte	invasiivne
10. <i>Citharexylum caudatum</i>	mitte	invasiivne
11. <i>Clidemia hirta</i>	mitte	invasiivne

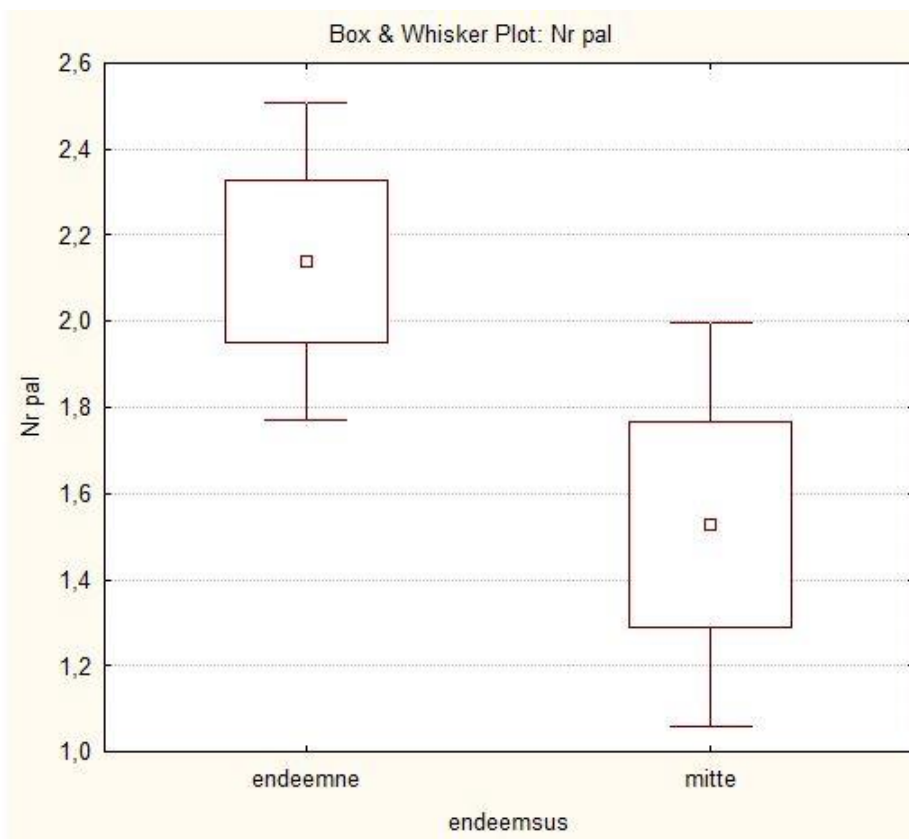
12. <i>Coffea arabica</i>	mitte	invasiivne
13. <i>Coprosma longifolia</i>	endeemne	natiivne
14. <i>Dodonaea viscosa</i>	mitte	natiivne
15. <i>Elaeocarpus bifidus</i>	mitte	natiivne
16. <i>Ficus macrophylla</i>	mitte	invasiivne
17. <i>Hedyotis acuminata</i>	endeemne	natiivne
18. <i>Hedyotis fosbergii</i>	endeemne	natiivne
19. <i>Hedyotis terminalis</i>	endeemne	natiivne
20. <i>Hibiscus arnotianus</i>	endeemne	natiivne
21. <i>Labordia fagraeoidea</i>	endeemne	natiivne
22. <i>Labordia tinifolia</i>	endeemne	natiivne
23. <i>Lantana camara</i>	mitte	invasiivne
24. <i>Melaleuca quinquenervia</i>	mitte	invasiivne
25. <i>Melicope clusiifolia</i>	endeemne	natiivne
26. <i>Melicope wawraeana</i>	endeemne	natiivne
27. <i>Metrosideros macropus</i>	endeemne	natiivne
28. <i>Metrosideros polymorpha</i>	endeemne	natiivne
29. <i>Metrosideros rugosa</i>	endeemne	natiivne
30. <i>Metrosideros tremuloides</i>	endeemne	natiivne





**Joonis 2.** 50,8 % seletusvõimega mudel

Sellel joonisel (Joonis 3) ja tabelil (Tabel 2) on näha, et mitteendeesetel liikidel on trend väiksemale palissaadi osakaalule ehk nendel liikidel on vähem palissaadi rakukihte. Tabelis (Tabel 2) on see näidatud kui:  $p=0,0507$ ,  $F=4,14$ .

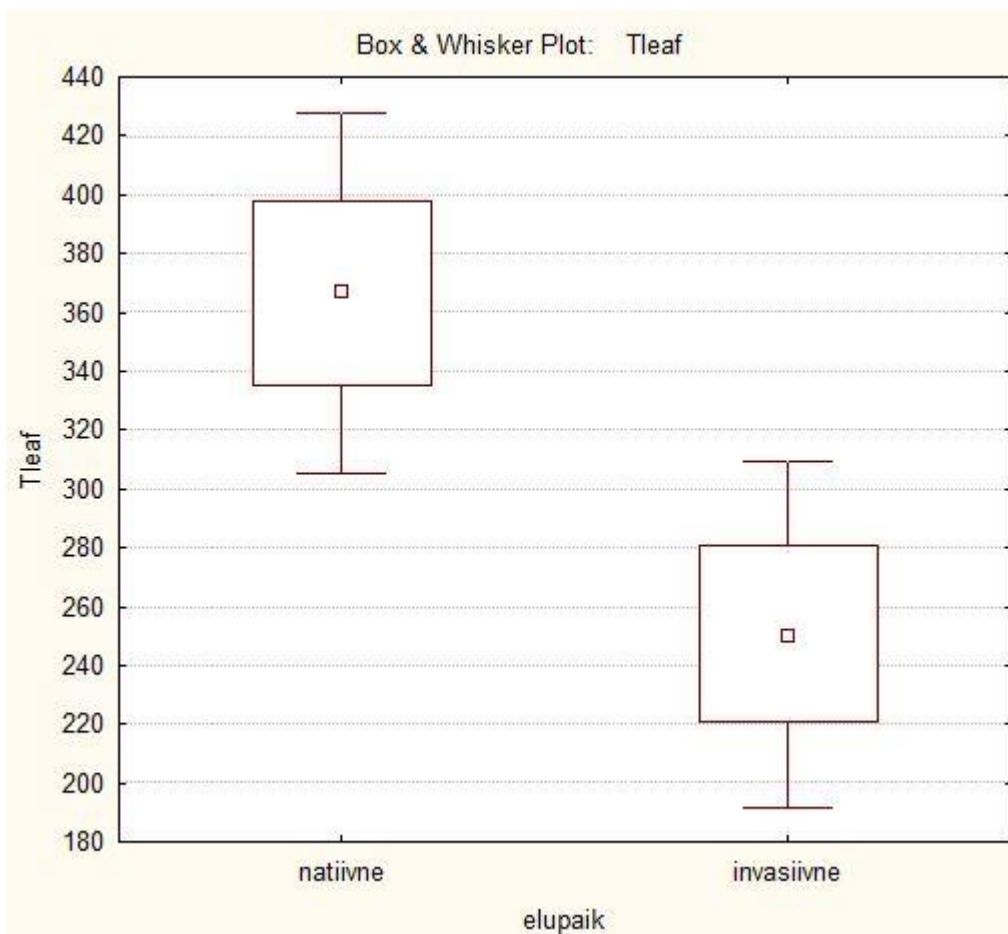


**Joonis 3.** Palisaadikihtide erinevus endeemsetel ja mitteendeemsetel liikidel (väike ruut suure ruudu sees näitab keskmist; pikad horisontaalsed jooned palissaadi kihtide miinimumi ja maksimumi; väikest ruutu ümbritsev ala tähistab suuremat osa)

**Tabel 2.** Palisaadikihtide erinevus endeemsetel ja mitteendeemsetel liikidel

Effect	Univariate Tests of Significance for Nr pal (Hawaii_KarlHenry.sta) Sigma-restricted parameterization Effective hypothesis decomposition				
	SS	Degr. of	MS	F	p
Intercept	103,8316	1	103,8316	149,1254	0,000000
endeemsus	2,8841	1	2,8841	4,1422	0,050744
Error	20,8881	30	0,6963		

Järgnevalt jooniselt (Joonis 4) ja tabelist (Tabel 3) on näha, et natiivsete ja invasiivsete liikide lehe paksus erineb oluliselt:  $p=0,023$ ;  $t$ -väärtus 2,39.



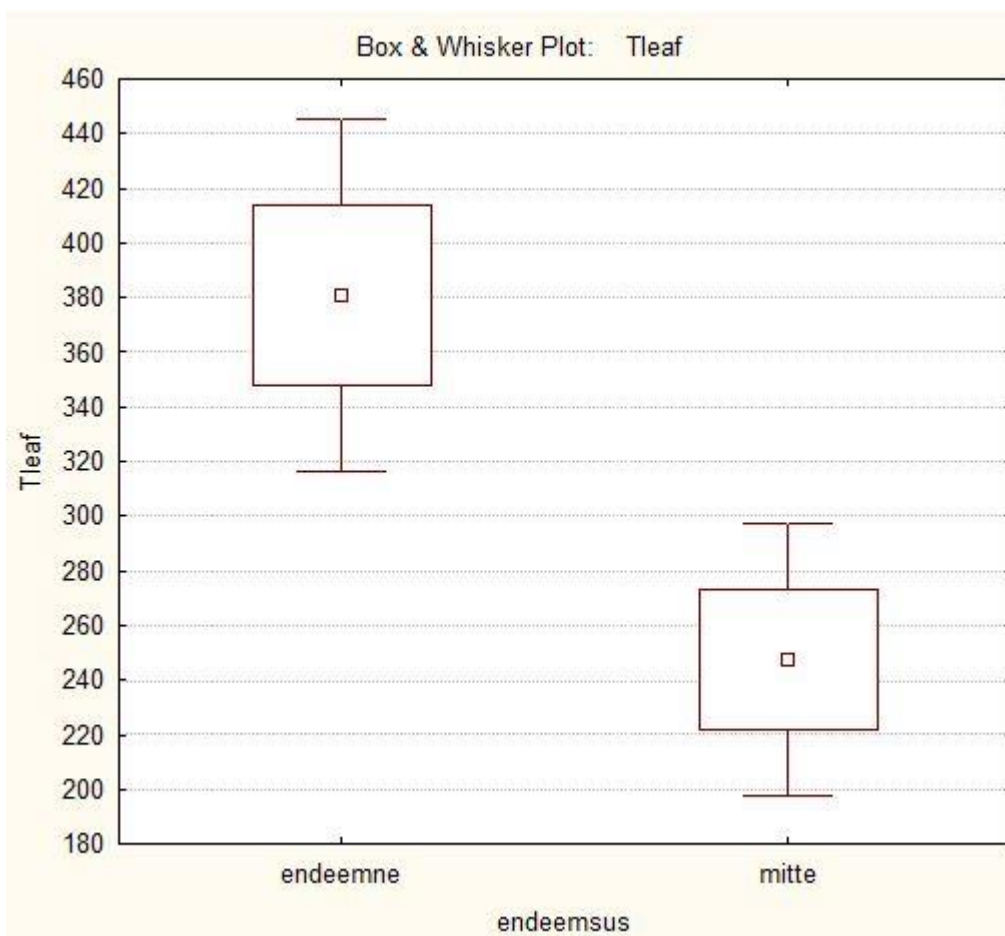
**Joonis 4.** Natiivsete ja invasiivsete liikide lehepaksus (väike ruut suure ruudu sees näitab keskmist; pikad horisontaalsed jooned lehepaksuse miinimumi ja maksimumi; väikest ruutu ümbritsev ala tähistab suuremat osa)

**Tabel 3.** Natiivsete ja invasiivsete liikide lehepaksus

Variable	T-tests; Grouping: elupaik (Hawaii_KarlHenry.sta)							
	Group 1: natiivne		Group 2: invasiivne					
	Mean	Mean	t-value	df	p	Valid N	Valid N	Std.Dev.
Tleaf	366,5626	250,6299	2,393130	30	0,023166	21	11	143,0401

Endeemsetel liikidel on oluliselt paksemad lehed kui mitteendeemsetel:  $p=0,006$ ,  $t$ -väärtus=2,96 (Joonis 5; Tabel 4).





**Joonis 5.** Endeemsete ja mitteendeemsete liikide lehepaksus (väike ruut suure ruudu sees näitab keskmist; pikad horisontaalsed jooned lehepaksuse miinimumi ja maksimumi; väikest ruutu ümbritsev ala tähistab suuremat osa).

**Tabel 4.** Endeemsete ja mitteendeemsete liikide lehepaksus

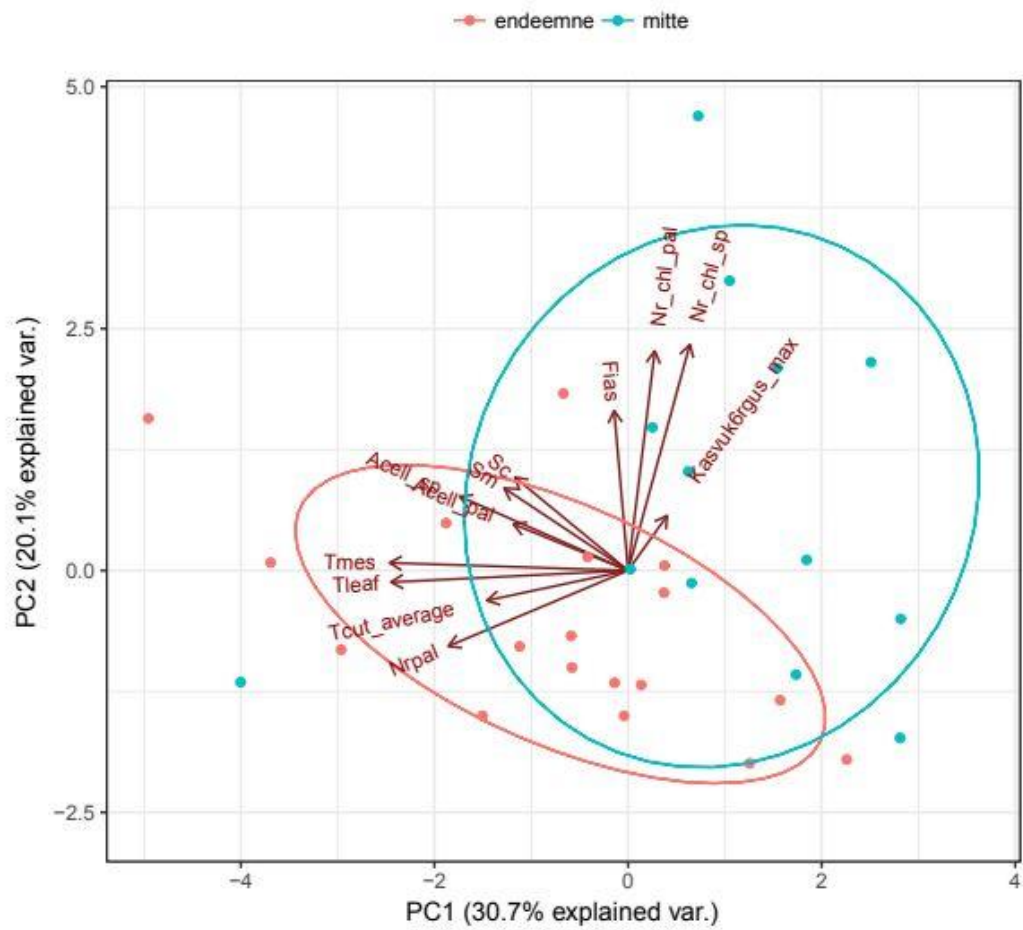
Variable	T-tests; Grouping: endeemsus (Hawaii_KarlHenry.sta)							
	Group 1: endeemne		Group 2: mitte					
	Mean	Mean	t-value	df	p	Valid N	Valid N	Std.Dev.
Tleaf	380,7923	247,6684	2,959729	30	0,005963	19	13	142,8648

Viimane joonis (Joonis 6) on ka lõplik joonis. Sellelt on näha, kuidas nooled moodustavad kolm gruppi, kus täpselt antagonistlikke suhteid ei olegi. Suurim vastandumine on maksimaalse kasvukõrguse ja palissaadi kihtide arvu vahel, kus kõrgemal kasvavatel liikidel on valguslehtedel palissaadkoos vähem rakukihte. Olulisimad tegurid mudelis on PC1 teljel

mesofüllli ja lehe paksused ning PC2 teljel sammas - ja kobekoe kloroplastide arvud. Grupeeriv kategooriline tunnus on endeemsus, kuid liikide, mis ei ole endeemsed, tunnused kattuvad suure osa endeemsete liikide varieeruvusega. Tugevad positiivsed seosed on järgmistel tunnustel:

1. Sm ja Sc vahel ja need omakorda tugevalt nii sammas- kui ka kobekoe rakkude pindala vahel
2. Mesofüllli ja lehe paksuse vahel ning need on omakorda seotud keskmise kutiikula paksusega ja palisaadi rakukihtide arvuga
3. Kloroplastide arv palisaadi ja kobekoe rakkudes ning rakuvaheruumide hulk.
4. Viimastega seondub ka taime kasvukõrgus

Kuna PC1 telg on seotud kahe esimese grupiga, saab nimetada antud peakomponenti lehe paksusega seotud teljeks. PC2 telg on seotud kolmanda, kloroplastide hulga ja rakuvaheruumide hulga grupiga, siis saab nimetada selle komponendi rakuteljeks.



**Joonis 6.** Raku- ja lehepaksuse peakomponentidega mudel

### 3.1 Arutelu

Töös uuriti Hawaii õistaimede leheanatomia, keskkonna ja ökoloogia seoseid 30 liigi näitel. Sademete hulk ega taime maksimaalne kõrgus ei mänginud leheanatomias olulist rolli. See on huvitav tähelepanek, kuna varasemalt on leitud, et need tunnused on näiteks lehe massis pindala kohta ja kutiikula paksuses olulised (Diaz et al. 2016). Erinevus võib seisneda selles, et antud valim on mitmekesine ja selle anatomilised tunnused suure ulatusega.

Omavahel ei olnud huvitaval kombel seotud rakkudes paiknevate kloroplastide arv ja rakkude ristlõike pindala. Seetõttu peaks tegema edasisi uuringuid kloroplasti suuruse osas, sest siit võib tulla välja, et sama suurtes rakkudes võib olla palju väikeseid või ka vastupidi, vähem suuri, kuna rakkude ristlõike pindala läheb Sc-ga väga hästi kokku, mis tähendab, et rakuseina kloroplastidega ääristatus on sarnase suurusega rakkudes sarnane. Varasemalt on välja toodud, et kloroplastid asuvad enamjaolt kõik rakuseinte ääres, väga väike osa asub mujal rakus (Greco et al. 2012), seega sarnanevad käesoleva töö tulemused seni avaldatuga. Suurema Sc puhul on ka suurem mesofüllü CO<sub>2</sub> juhtivus ning samuti ka fotosüntees (Tosens et al. 2016).

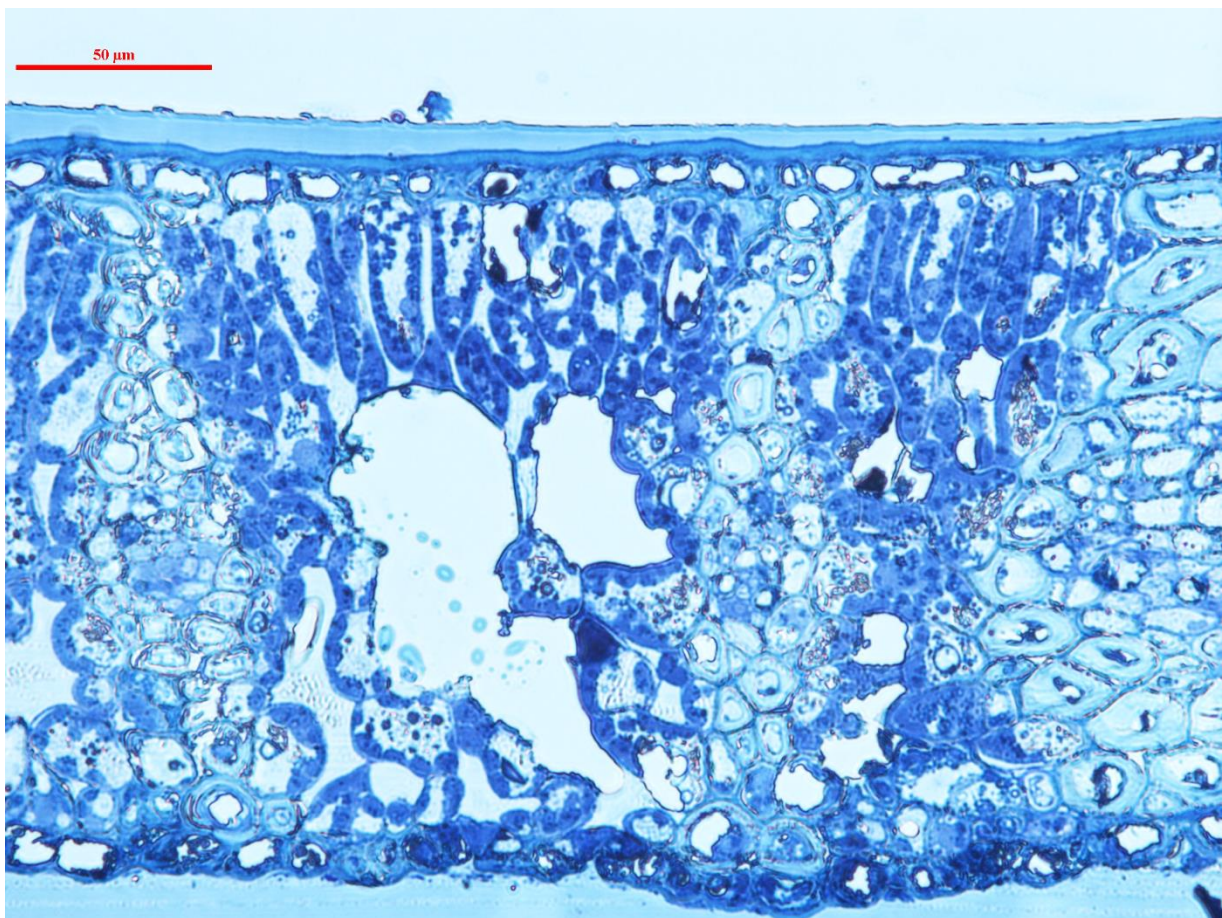
Samuti ei ole omavahel seotud Fias ja Tmes ega Tleaf. Mida rohkem on rakuvaheruume, seda kiirem CO<sub>2</sub> difusioon, kuid samas on sama lehe paksuse juures vähem fotosünteesivat kudet. Seose puudumisest ilmneb, et valimis olevad taimed omavad erinevaid adaptatsioone: oli paksude lehtedega taimi, kellel oli suur osa lehe ristlõikest fotosünteesiv mesofüllü, et maksimeerida valguse kasutamist fotosünteesiks ning oli sarnase paksusega, kui rohkete rakuvaheruumidega liike, kes suurendavad nii süsihappegaasi difusiooni kiirust. Lehe ristlõige on toodud ära järgneval joonisel, mida kasutati mikroskoopiafotode analüüsimisel (Joonis 7). Kuna mesofüllü paksus oli valimis lehe paksusega tugevalt seotud, ei olnud Fias'il seost kummagagi.

Ühes uuringus toodi välja, et mida suurem on Sm, seda suurem on ka Sc. Antud võrdlust on näha ka antud töös (Terashima et al. 2011). See tuleneb sellest, et mida suurem on rakuvaheruumidele eksponeeritud rakukestade pindala, seda suurem saab olla neile eksponeeritud kloroplastide pindala, kuigi käesoleva töö andmetest selgus ka varieeruvus Sc/Sm suhtes, mis tähendab, et liigid ei investeeri oma resursse kloroplastidesse võrdväärselt. Lisaks

toodi ära, et seos võib olla lehe paksuse ja Sc vahel, kuid seda antud uuringus välja ei tulnud (Terashima et al. 2011).

Edasistes uuringutes tasuks pöörata rohkem tähelepanu ultrastruktuuri, rakukesta paksuse mõõtmisele ja kloroplastide kaugusele rakumembraanist. Need tegurid mõjutavad mesofüllil juhtivust ja seeläbi ka fotosünteesi, mistõttu võivad olla olulised invasiivsust mõjutavad tegurid.

Endeemsed liigid on palju vähem varieeruvad kui mitteendeemsed, neil on lehe ja mesofüllil paksus laiemates piirides, samas on kloroplastide arv rakkudes ja rakuvaheruumide hulk vähem varieeruvad ja väiksemad on keskmiselt mitteendeemsetel. Seega need kaks gruppi küll kattuvad osaliselt, aga on ka selged erinevused. Võib järeldada, et tunnused on omavahel seotud ja need omakorda sõltuvad teistest faktoritest. Lisaks võib ka öelda, et paljud tunnused mängivad rolli taime anatoomias.



**Joonis 7.** Mikroskoopiline lehe ristlõige

## KOKKUVÕTE

Antud töös saadi ülevaade sellest, millised ohud võivad olla Hawaii taimedele, kuidas taim nendega toime tuleb ja millised muutused taimes toimuvad.

Lisaks saadi teada, millised tunnused mõjutavad taime anatoomiat. Näiteks jõuti järeldusele, et sademete hulk ei mängi olulist rolli, vaid oluline mõju on näiteks seoses mesofüllü rakkudes olevate kloroplastide ning rakuvaheruumide hulga vahel.

Paljud tunnused ei olnud omavahel seotud, mis on väga huvitav ja edaspidi tuleks neid mitteseoseid täpsemalt uurida, et jõuda järeldusele, millest see tingitud on.

## **SUMMARY**

In this paper is an overview of the potential threats to the Hawaiian plants, how the plants manage these threats and what changes the plants go through was achieved.

In addition, features that affect plant anatomy were also found. For example, rainfall does not play an important role, but instead of the connection between the chloroplasts in the mesophyll and cell intercellular air spaces were significant.

Many of the features were not connected to one another, which intriguing and should certainly be further researched, to conclude what causes this missconnection.

## KASUTATUD ALLIKAD

1. **Basu, S., Ramegowda, V., Kumar, A., & Pereira, A.** (2016). Plant adaptation to drought stress. *F1000Research*, 5(0), 1554. <https://doi.org/10.12688/f1000research.7678.1>
2. **Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H. C., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., ... Gorné, L. D.** (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529(7585), 167–171. <https://doi.org/10.1038/nature16489>
3. **Dodd, M. S., Papineau, D., Grenne, T., Slack, J. F., Rittner, M., Pirajno, F., ... Little, C. T. S.** (2017). Evidence for early life in Earth ' s oldest hydrothermal vent precipitates. *Nature Publishing Group*, 543(7643), 60–64. <https://doi.org/10.1038/nature21377>
4. **Eversole, D., & Andrews, A.** (2014). Climate Change Impacts in Hawaii: A summary of climate chnage and its impacts to Hawai‘is ecosystems and communities. *A Publication of the University of Hawai‘i at Manoa Sea Grant College Program., UNHI-SEAGR*, 36pp.
5. **Flexas, J., Barbour, M. M., Brendel, O., Cabrera, H. M., Carriquí, M., Díaz-Espejo, A., ... Warren, C. R.** (2012). Mesophyll diffusion conductance to CO<sub>2</sub>: An unappreciated central player in photosynthesis. *Plant Science*, 193–194, 70–84. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2012.05.009>
6. **Greco, M., Chiappetta, A., Bruno, L., & Bitonti, M. B.** (2012). In *Posidonia oceanica* cadmium induces changes in DNA methylation and chromatin patterning. *Journal of Experimental Botany*, 63(2), 695–709. <https://doi.org/10.1093/jxb/err313>
7. **Mihai, A.** (2016). Hawaiiis wildlife is being killed off by invasive species. *ZME Science*. <https://www.zmescience.com/ecology/hawaii-invasive-species-05092016/> (17.05.2018)
8. **Mishra, S. R.** (2004). Photosynthesis in Plants, 1–80. Retrieved from <http://books.google.com/books?id=9owQHCvtJmQC&pgis=1>



9. **Qu, M., Chen, G., Bunce, J. A., Zhu, X., & Sicher, R. C.** (2018). Systematic biology analysis on photosynthetic carbon metabolism of maize leaf following sudden heat shock under elevated CO<sub>2</sub>. *Scientific Reports*, (May), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-26283-x>
10. **Sakai, A. K., Wagner, W. L., & Mehrhoff, L. A.** (2002). Patterns of endangerment in the hawaiian flora. *Systematic Biology*, 51(2), 276–302. <https://doi.org/10.1080/10635150252899770>
11. **Terashima, I., Hanba, Y. T., Tholen, D., & Niinemets, U.** (2011). Leaf Functional Anatomy in Relation to Photosynthesis. *Plant Physiology*, 155(1), 108–116. <https://doi.org/10.1104/pp.110.165472>
12. **Tosens, T., Nishida, K., Gago, J., Coopman, R. E., Cabrera, H. M., Carriquí, M., ... Flexas, J.** (2016). The photosynthetic capacity in 35 ferns and fern allies: mesophyll CO<sub>2</sub> diffusion as a key trait. *The New Phytologist*, 209(4), 1576–1590. <https://doi.org/10.1111/nph.13719>
13. **Watson, R. T., Zinyowera, M. C., & Moss, R. H.** (1997). The Regional Impacts of Climate Change: An Assessment of Vulnerability. *Intergovernmental Panel on Climate Change*, 27.

Mina, \_\_\_\_\_,

sünniaeg \_\_\_\_\_,

1. annan Eesti Maaülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud lõputöö

\_\_\_\_\_  
\_\_\_\_\_  
\_\_\_\_\_,

mille juhendaja(d) on \_\_\_\_\_,

1.1. salvestamiseks säilitamise eesmärgil,

1.2. digiarhiivi DSpace lisamiseks ja

1.3. veebikeskkonnas üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile;

3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Lõputöö autor \_\_\_\_\_

Tartu, \_\_\_\_\_